

Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit

(I. Mitteilung)

von

Paul Fröschel.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 1 Tafel und 1 Textfigur.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 2. April 1908.)

Seitdem man begonnen hat, sich mit den für die Erkenntnis vitalen Geschehens so hochwertigen Reizerscheinungen im Pflanzenreiche zu befassen, insbesondere diese Erscheinungen einer mechanischen Analyse ihrer verschiedenen Phasen zugänglich zu machen, stand man zunächst vor der Erledigung der prinzipiell wichtigen Frage: In welchem Verhältnis steht die Intensität irgend eines auf ein Pflanzenorgan einwirkenden Reizes zur Summe all jener plasmatischen Veränderungen, die von diesem Reize ausgelöst werden, die man in ihrer Gesamtheit als tropistische Exzitation bezeichnet und deren Gesamtwirkung schließlich in einer optisch sich uns verratenden tropistischen Krümmung sich manifestiert?

Die tropistische Exzitation als solche ist einer quantitativen Einschätzung heute noch völlig unzugänglich. Doch war man beflissen, gewisse sinnfällige Faktoren, beispielsweise des heliotropischen Reizvorganges, als Kriterien für die Größe der heliotropischen Erregung heranzuziehen, wenn nur die Größe dieser Faktoren mit der Intensität der Reizung in einigermaßen deutlicher Beziehung zu stehen schien.

Wenn Wiesner (1878) einerseits die Reaktionszeit, andererseits die schließlich resultierende Ablenkung aus der Ruhelage als Indikatoren für die Wirkung verschieden intensiver helio-

tropischer Reizung verwendete, so geschah dies mit allem Recht. Denn ihm handelte es sich um die Abhängigkeit des heliotropischen Effektes von der Lichtstärke. Und in der Tat sind die beiden genannten Größen für das biologische Verständnis des Heliotropismus die einzig natürlichen Kriterien.

Die Kurve, welche nach Wiesner die Beziehung zwischen Lichtintensität und heliotropischem Effekt ausdrückt, wird durch folgende Überlegung verständlich. Bei einer bestimmten Lichtintensität stellt sich eine vollständige Hemmung des Wachstums (des heliotropischen Organs) ein, während bei einer viel geringeren Lichtstärke keinerlei Einfluß des Lichtes auf die Wachstumsintensität des sich heliotropisch krümmenden Pflanzenteils mehr nachweisbar ist. Indem man an dieser Relation festhält, gelangt man naturgemäß zu einem oberen und unteren Nullpunkt sowie zu einem Optimum, welche Punkte Wiesner seiner Kurve zugrunde legte.

Demungeachtet sind sowohl Reaktionszeit als Ablenkungswinkel von der Ruhelage als Kriterien für die Größe der Erregung nicht zu gebrauchen. Eine eingehendere Überlegung zeigt dies klar. Bei zunehmender Annäherung an die Lichtquelle sinkt die Reaktionszeit kontinuierlich und nimmt der erzielte Ablenkungswinkel aus der Ruhelage kontinuierlich zu. Doch gilt dieses Verhalten nur bis zu einem gewissen Punkte (dem Optimum des heliotropischen Effektes). Jenseits dieses Punktes, also beim Übergange zu stärkeren Intensitäten, nimmt die Reaktionszeit wieder zu, der Ablenkungswinkel wieder ab, bis schließlich diese den Wert ∞ , jener den Wert Null erreicht. Hätten wir nun in Reaktionszeit und Ablenkungswinkel brauchbare Indikatoren für die Erregungshöhe, so müßte man folgerichtig schließen, daß vom Optimum des Heliotropismus an bei steigenden Reizintensitäten die Erregung kleiner werde und schließlich den Wert Null erreiche, zu welcher Annahme sich niemand entschließen wird. Wenn aber schließlich bei noch stärkeren Intensitäten der Ablenkungswinkel sogar negativ wird, so ist dieses Faktum im Sinne der in Rede stehenden Frage einer Deutung überhaupt nicht mehr fähig.

Die jedenfalls auffallende Erscheinung, daß vom Optimalpunkt des heliotropischen Effektes an beim Übergange zu

intensiveren Lichtreizen sowohl Geschwindigkeit als Intensität der Reaktion beständig kleiner werden, ist wohl hauptsächlich durch den Umstand zu erklären, daß sekundäre physiologische Qualitäten, vor allem das Wachstum, durch Lichtintensitäten, die größer sind als die Intensität im Optimalpunkte, in einer Weise beeinflußt werden, die dem Eintritt des Heliotropismus hemmend entgegenwirkt. Dadurch aber werden uns die zwischen Erregung und Reizstärke obwaltenden Verhältnisse völlig verdunkelt und es scheint kein Mittel vorhanden, diese beiden Prozesse voneinander zu scheiden. Und doch ist die Trennung dieser beiden Vorgänge eine der wichtigsten und prinzipiellsten Fragen, deren exakte Erledigung für ein tieferes Eindringen in die Analyse aller Tropismen unumgänglich ist.¹

Wiesner's wichtige Untersuchungen der Erscheinung der Reizinduktion, deren hoher methodischer Wert dadurch zum Ausdruck gelangt, daß eine ganze Reihe neuerer reizphysiologischer Arbeiten auf sie zurückgreift, gäbe uns aber vielleicht ein Mittel in die Hand, die Separation der beiden oben genannte Prozesse wenigstens teilweise zu bewerkstelligen. Das Wesen der Reizinduktion ist darin gelegen, daß der Induktionsbeginn (Wiesner) erzielt wird durch eine Reizung, die weit kürzer währt als die Reaktionszeit. Wiesner nannte die Zeit, während der ein Reiz wirksam sein muß, um auch bei nachfolgender Ausschließung der Reizwirkung eine Reaktion hervorzurufen, die Induktionszeit. Pfeffer identifiziert an einer Stelle (Pflphys., Bd. II, p. 623) den Begriff Induktionszeit mit dem Ausdruck Präsentationszeit, während in der neueren reizphysiologischen Literatur die Präsentationszeit als jene minimalste Induktionszeit definiert wird, während der der Reizanlaß wirksam sein muß, um eben noch eine merkliche Reaktion zu veranlassen (Czapek).

Da die Präsentationszeit bedeutend kürzer währt als die Reaktionszeit, so ist jedenfalls die Beeinflussung aller jener Vorgänge, die mit der heliotropischen Tendenz nicht in direkter

¹ Jedes nähere Eingehen auf diesen Fragenkomplex kann ich wohl um so eher der späteren Publikation vorbehalten, als ja die geistvollen Untersuchungen Fitting's (1905) ergeben haben, daß auch für den geotropischen Reizvorgang sowohl Reaktionszeit als Intensität der Krümmung keinerlei Schluß auf die Erregungshöhe zulassen.

Beziehung stehen, auf ein allerdings nicht zu unterschreitendes Minimum herabgedrückt und es ist zu hoffen, daß die Dauer der kürzesten Induktionszeiten, d. h. der Präsentationszeiten, in ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität uns vielleicht ein klareres Bild von dem Zusammenhange zwischen Erregungshöhe und Reizintensität zu verschaffen imstande sind, als dies die Verwendung der Reaktionszeit ermöglicht.

Aus diesen Erwägungen heraus entstand für mich die Aufgabe, die Abhängigkeit der Präsentationszeit von der Intensität der heliotropischen Reizung zu ermitteln. Die bisher gefundenen, wie mich dünkt, nicht uninteressanten Resultate wurden nur auf Grund von Experimenten mit *Lepidium sativum* gewonnen, weshalb daher diese Arbeit nur den Charakter einer vorläufigen Mitteilung an sich trägt.

Methodik.

Aus einer etiolierten Dichtsaat von *Lepidium sativum* wurden alle Keimlinge ausgejätet bis auf jene, deren Flanken möglichst genau in einer Richtung orientiert waren und eine gewisse Länge erreicht hatten. Wandten manche Keimlinge dem Lichte die Vorder- oder Rückseite zu, so wurde dies im Protokoll stets vermerkt; im ersteren Falle wurde eventuelle Krümmung stets als positives Resultat gezählt, im letzteren Falle die Krümmung immer eher als Nutation denn als Heliotropismus gedeutet und meistens nicht registriert. Nach dem Ausjäten, das bei möglichst schwachem diffusen Lichte stattfand, blieben die Keimlinge mindestens eine Stunde, bei kurzen Präsentationszeiten 2 bis 3 Stunden verdunkelt, um dann zum Experiment verwendet zu werden. Als Lichtquelle fungierte ein Argandbrenner, der unter konstantem Gasdruck gleichmäßig brannte. Er wurde vor fast jedem Experiment photometrisch auf seine Intensität geprüft. Die Wirkung der Wärmestrahlen war durch eine Wasserküvette ausgeschaltet. Die Intensität der Lichtquelle betrug 5·38 N. K. Durch Annäherung, beziehungsweise durch Entfernung von der Lichtquelle wurde die Intensität verändert. Die Länge der weitaus überwiegenden Anzahl der Keimlinge schwankte zwischen 2·3 und 3·3 cm. Die Temperatur hielt sich zwischen den Grenzen 20 bis 23° C. und überschritt diese

nur selten. In der Regel wird während der Dauer eines Versuches die Temperatur um kaum mehr als 2° C. sich geändert haben. Die Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 50 und 60%.

Da die Verbrennungsgase des Brenners nicht abgeleitet werden konnten, so war auch der typische Laboratoriumsgeruch in der heliotropischen Dunkelkammer bei längeren Beleuchtungszeiten nicht zu vermeiden. Schließlich sei noch bemerkt, daß nur zweifellose, wenn auch schwache Krümmungen als positive Resultate gedeutet wurden. Dadurch sowie durch den Umstand, daß die Nachwirkung der Induktion nicht am Klinostaten, sondern an der ruhenden Pflanze beobachtet wurde, mögen vielleicht die später anzugebenden Präsentationszeiten etwas zu hoch gegriffen sein. Doch ist dieser Umstand von nicht zu großer Bedeutung. Ohnedies ist ja die genaueste Ermittlung der Präsentationszeiten von nur bedingtem Wert, da ja eine Menge von Faktoren auf die Versuchspflanzen einwirken, die irgendwie näher zu präzisieren wir außerstande sind. Die Wirkung der Laboratoriumsluft und die Verzichtleistung auf den Klinostaten mögen wohl die einzelnen Präsentationszeiten mehr minder stark beeinflussen, aber das **Verhältnis** derselben, d. h. die **Tendenz** der Kurve der Präsentationszeiten dürfte durch diese Faktoren in jedenfalls nur untergeordneter Weise alteriert worden sein.

Experimenteller und theoretischer Teil.

Es seien zunächst die Versuche mitgeteilt, die angestellt wurden zur Ermittlung der Präsentationszeiten in den drei unten angegebenen Entfernungen von der Lichtquelle, wobei darauf hingewiesen sein mag, daß diese drei Entfernungen sich wie $1:1/2:1/4$, die in diesen Entfernungen wirksamen Lichtintensitäten sich daher wie 1:4:16 verhielten.

Entfernung	Intensität
255 <i>cm</i>	0·828 N. K. ¹
127·5	3·311
63·8	13·244

¹ Es war ursprünglich beabsichtigt, die Intensität des Lichtes so zu wählen, daß in 255 *cm* Entfernung die Intensität 1 N. K. betrage; das entspräche

Tabelle I.¹

$$E = 255 \text{ cm}, J = 0.828 \text{ N. K.}$$

In- duktions- zeit	E r g e b n i s	Prozent der gekrümmten Keimlinge
3 ^m	Von 3 Keimlingen haben 0 reagiert.	} 0%
4 ^m	Von 3 Keimlingen haben 0 reagiert. » 4 » » 0 » » 1 » » 0 »	
5 ^m	Von 5 Keimlingen sind 3 schwach gekrümmt. » 3 » hat 1 reagiert » » 4 » haben 0 reagiert. » 5 » » 0 » » 2 » » 0 »	} 10%
6 ^m	Von 3 Keimlingen haben 0 reagiert. » 3 » sind 3 zweifelhaft gekrümmt. » 5 » » 5 » » » 6 » zeigen 6 zweifelhaften Helio- tropismus. » 3 » haben 0 reagiert. » 2 » » 0 »	

einer Lichtstärke von 6.5 N. K., die deshalb verwendet werden sollte, weil Wiesner bei seinen Untersuchungen der heliotropischen Reaktionszeit die gleiche Intensität der Beleuchtung von 6.5 N. K. in Anwendung brachte. Eine erst später bemerkte irtümliche Auszählung der Entfernungen ist der Grund für die praktisch nicht sehr brauchbaren Größen der obigen Lichtintensitäten.

¹ E = Entfernung, J = Intensität. Die Ergebnisse bei den einzelnen Induktionszeiten sind, obwohl von verschiedenen Versuchsreihen stammend, der Übersicht halber in der Querkolonne der betreffenden Induktionszeit zusammengestellt. Der Grad der Reaktion ist in aufsteigender Reihe ausgedrückt durch die Bezeichnungen: sehr schwach, schwach, deutlich, stark, sehr stark u. dgl. Bei sehr starker Reaktion dürfte der Ablenkungswinkel zirka 30° betragen haben. Vielleicht ein Drittel aller Kontrollen ließ ich von unbeteiligten Personen vornehmen. Für Hilfeleistung in dieser Hinsicht danke ich an dieser Stelle den Herren Dr. Jenčič und Dr. Karzel sowie dem Fräulein Grete Reich wärmstens.

In- duktions- zeit	E r g e b n i s	Prozent der gekrümmten Keimlinge
7 ^m	<p>Von 2 Keimlingen haben 0 reagiert.</p> <p>> 3 > zeigen 3 Spuren von Helio- tropismus.</p> <p>> 4 > haben 0 reagiert.</p> <p>> 2 > > 2 Spuren von Heliotro- pismus.</p> <p>> 3 > > 3 reagiert.</p> <p>> 3 > > 0 ></p> <p>> 3 > > 0 ></p>	40 ^{0/0}
8 ^m	<p>Von 5 Keimlingen haben 3 deutlich reagiert.</p> <p>> 3 > > 3 > ></p> <p>> 4 > > 2 schwach reagiert.</p> <p>> 3 > > 2 reagiert.</p> <p>> 5 > > 5 schwach, doch deut- lich reagiert.</p> <p>> 4 > > 3 reagiert.</p> <p>> 3 > > 3 ></p> <p>> 2 > > 2 ></p>	79 ^{0/0}
9 ^m	<p>Von 4 Keimlingen haben 4 schwach, doch deut- lich reagiert.</p> <p>> 6 > > 3 reagiert.</p> <p>> 3 > > 3 sehr deutlich reagiert.</p> <p>> 2 > > 2 deutlich reagiert.</p>	87 ^{0/0}
10 ^m	<p>Von 4 Keimlingen haben 4 reagiert.</p> <p>> 6 > > 5 deutlich reagiert.</p> <p>> 4 > > 3 > ></p> <p>> 2 > > 2 sehr deutlich reagiert.</p> <p>> 2 > > 2 stark reagiert.</p>	
15 ^m	Von 6 Keimlingen haben 6 reagiert.	

Tabelle II.

$$E = 27.5 \text{ cm}, J = 3.311 \text{ N. K.}$$

In- duktions- zeit	E r g e b n i s	Prozent der gekrümmten Keimlinge
1 ^m	Von 4 Keimlingen sind 4 zweifelhaft gekrümmt. > 4 > haben 2 reagiert. > 5 > > 3 schwach reagiert. > 5 > > 4 ganz schwach reagiert. > 2 > > 0 reagiert.	45 ⁰ / ₀
2 ^m	Von 3 Keimlingen haben 3 zweifelhaft reagiert. > 5 > > 4 reagiert. > 3 > > hat 1 reagiert. > 3 > > haben 2 stark reagiert. > 3 > > 0 reagiert. > 4 > > 3 schwach reagiert. > 5 > > 5 deutlich reagiert. > 3 > > 3 stark reagiert. > 2 > > 2 deutlich reagiert. > 2 > > 2 schwach reagiert. > 3 > > hat 1 reagiert. > 2 > > haben 2 stark reagiert. > 3 > > 3 reagiert.	70 ⁰ / ₀
1.5 ^m	Von 3 Keimlingen haben 3 reagiert.	
3 ^m	Von 2 Keimlingen haben 2 reagiert. > 3 > > 3 > > 4 > > 4 > > 3 > > 3 deutlich reagiert. > 4 > > 4 > > > 3 > > hat 1 sehr stark reagiert. > 3 > > haben 3 stark reagiert.	91 ⁰ / ₀
4 ^m	Von 3 Keimlingen haben 3 deutlich reagiert. > 5 > > 5 sehr deutlich reagiert. > 4 > > 4 > > > > 3 > > 3 > > > > 3 > > 3 reagiert. > 3 > > 3 stark reagiert. > 3 > > 3 reagiert.	93 ⁰ / ₀

In- duktions- zeit	E r g e b n i s	Prozent der gekrümmten Keimlinge
5 ^m	Von 4 Keimlingen haben 4 schwach reagiert. > 4 > > 4 deutlich reagiert. > 3 > > 3 reagiert. > 3 > > 3 deutlich reagiert. > 2 > > 2 sehr stark reagiert.	93 ⁰ / ₀
8 ^m	Von 5 Keimlingen haben 4 deutlich reagiert.	
10 ^m	Von 7 Keimlingen haben 5 reagiert.	
15 ^m	Von 5 Keimlingen haben 4 reagiert.	

Tabelle III.

$$E = 63 \cdot 8 \text{ cm}, J = 13 \cdot 244 \text{ N. K.}$$

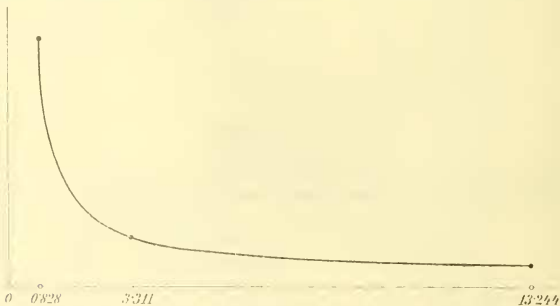
In- duktions- zeit	E r g e b n i s	Prozent der gekrümmten Keimlinge
1/2 ^m	Von 3 Keimlingen haben 2 schwach (?) reagiert. > 5 > > 2 reagiert. > 2 > > 2 schön reagiert. > 3 > > 2 reagiert. > 3 > > 2 > > 3 > > 2 > > 3 > hat 1 reagiert. > 1 > > 1 > > 2 > haben 0 reagiert. > 2 > hat 1 reagiert.	55 ⁰ / ₀
3/4 ^m	Von 5 Keimlingen haben 5 schwach, doch deut- lich reagiert. > 3 > > 3 schön reagiert. > 2 > > 2 deutlich reagiert. > 2 > > 2 > > > 4 > > 4 reagiert. > 3 > > 2 > > 2 > > 2 >	95 ⁰ / ₀

In- duk- tions- zeit	E r g e b n i s	Prozent der gekrümmten Keimlinge
1 ^m	Von 2 Keimlingen haben 2 reagiert. » 3 » » 3 »	} 100%
2 ^m	Von 3 Keimlingen haben 3 reagiert. » 4 » » 4 »	
3 ^m	Von 3 Keimlingen haben 3 reagiert. » 5 » » 4 deutlich reagiert.	

Aus diesen Ergebnissen lassen sich für die Präsentationszeiten in den drei untersuchten Punkten folgende Endresultate ableiten:¹

<i>E</i>	<i>J</i>	Präsentationszeit
255 <i>cm</i>	0·828 N. K.	7 bis 8 Minuten
127·5	3·311	1 ¹ / ₂ » 2 »
63·8	13·244	1 ¹ / ₂ » 3 ³ / ₄ »

Trägt man sich diese drei Punkte in ein Koordinatensystem ein, so zwar, daß als Abszissen beispielsweise die Intensitäten als Ordinaten die zu denselben gehörigen Präsentationszeiten aufgetragen werden, so erhält man, wenn man der Kurve überhaupt eine regelmäßige Tendenz zugesteht, folgende Linie:



¹ Als Präsentationszeit wurde diejenige Induktionszeit angenommen, bei der die Mehrzahl der verwendeten Keimlinge reagiert haben.

Diese Kurve zeigt klar, daß mit steigenden Intensitäten der Abfall der Präsentationszeitenkurve erst rapid, dann aber viel langsamer erfolgt. Zum ganz gleichen Ergebnis gelangte Bach, der das analoge geotropische Problem behandelte. Er fand die Abhängigkeit der geotropischen Präsentationszeit von der Größe der die Schwerkraft ersetzenden Zentrifugalkraft ausgedrückt durch eine Kurve, die den gleichen Krümmungsmodus nimmt wie die oben gezeichnete. Auch die von L. Linsbauer ermittelte Kurve der Präsentationszeiten für die Anthokyaninduktion zeigt den gleichen typischen Verlauf.

Von höchstem Interesse ist es aber zu konstatieren, daß die typische Form der Präsentationszeitenlinie übereinstimmt mit der Gestalt einer mathematischen Kurve, die in der analytischen Geometrie ziemlich häufige Behandlung erfährt. Es ist dies die gleichseitige Hyperbel, die man allerdings gegen die reguläre Lage, die sie im Koordinatensystem gewöhnlich einnimmt, um 45° verdrehen muß, um sie mit der Kurve der Präsentationszeiten zur — natürlich nicht mathematischen — Kongruenz zu bringen. Der Hinweis auf die Ähnlichkeit der Gestalten der beiden genannten Kurven wäre natürlich nicht beweiskräftig für irgendwelche daraus deduzierte Schlußfolgerungen, wenn nicht der Nachweis gelingt, daß das den Gestalten der beiden Kurven zugrunde liegende und sie bedingende Gesetz in beiden Fällen das nämliche ist. Um aber die Sachlage in bündiger Weise zu erörtern, ist ein kleiner Exkurs ins mathematische Gebiet unerlässlich.

Die gewöhnliche Hyperbel, definiert durch das Gesetz, daß die Differenz der Entfernungen jedes ihrer Punkte von zwei Fixpunkten (Brennpunkten) konstant und gleich der großen Achse sei, hat, wenn ihr Mittelpunkt mit dem Koordinatenursprung koinzidiert und ihre Achsen mit den Koordinatenachsen zusammenfallen, die Gleichung:

$$b^2x^2 - a^2y^2 = a^2b^2.$$

Werden nun die beiden Achsen einander gleich, so geht diese Gleichung über in die Form:

$$x^2 - y^2 = a^2.$$

Denkt man sich nun diese gleichseitige Hyperbel um den Koordinatenursprung um 45° gedreht, so zwar, daß ihre

früheren Asymptoten mit den Achsen des Systems zusammenfallen, die Hyperbelachsen aber jetzt durch die früheren Asymptoten gegeben sind, so bleibt ihre Gleichung die nämliche, wenn die Koordinaten bezogen sind auf das ebenfalls um 45° gedrehte Achsensystem. Bezieht man aber die Gleichung der gedrehten Hyperbel auf das ursprüngliche Koordinatensystem, so geht sie über in die Form:

$$x \cdot y = \text{const.}^1$$

Das heißt: Für jeden Punkt dieser Kurve ist das Gesetz von Verbindlichkeit, daß das Produkt seiner Koordinaten konstant sei. Mit anderen Worten: Die Rechtecke, die man über die Koordinaten beliebiger Punkte errichten kann, sind stets flächengleich.

Sehen wir nun zu, ob dieses Gesetz für die drei bisher ermittelten Punkte der Präsentationszeitenkurve Gültigkeit hat, und — da ja die Genauigkeit keine mathematische sein kann — inwiefern dieses Gesetz sich theoretisch verständlich machen läßt.

Intensität	Präsentationszeit	Produkt (abgekürzt)
0·828 N. K.	7 bis 8 Minuten	5·8 bis 6·6
3·311	$1\frac{1}{2}$ » 2	4·9 » 6·6
13·244	$\frac{1}{2}$ » $\frac{3}{4}$	6·6 » 9·9

Die nicht zu große Genauigkeit in der Übereinstimmung dieser Produkte ist jedenfalls darauf zurückzuführen, daß die frequenteste Präsentationszeit mit größtem Wahrscheinlichkeitsprozentage nur auf Grund der Gesetze der Variationsstatistik gewonnen werden kann, die ich jedoch auf meine Resultate

¹ Um auf diese Gleichung zu kommen, braucht man nur die Gesetze der Koordinaten-Transformation anzuwenden. Sind die auf das gedrehte System bezogenen Koordinaten eines Punktes x und y , so sind die auf das ursprüngliche System bezogenen Koordinaten x' und y' gegeben durch die Formeln: $x' = x \cos \alpha - y \sin \alpha$, $y' = x \sin \alpha + y \cos \alpha$. Führt man diese Werte in die Gleichung $x^2 - y^2 = a^2$ ein, so erhält man die Gleichung der gedrehten Hyperbel als $xy = \frac{a^2}{2}$. Da a die halbe Achse bedeutet, also eine Konstante ist, so schreibt man die Gleichung am besten in der Form $xy = \text{const.}$

noch nicht anwandte. Wie mich dünkt, werden aber die folgenden theoretischen Erwägungen die Identität der beiden in Rede stehenden Kurven nur um so wahrscheinlicher machen.

In die Sprache des physiologischen Experiments übertragen lautet die Gleichung $xy = \text{const.}$ so: Das Produkt aus Reizintensität und Präsentationszeit ist konstant. Bei *Lepidium sativum* beträgt dieses Produkt im Mittelwert $6 \cdot 73$. Aber durch die Angabe des numerischen Wertes dieses Produktes ist das Wesentliche desselben nicht getroffen. Das Essentielle dieses Produktes liegt vielmehr darin, daß ihm ein physikalischer Inhalt zukommt, insofern als das Produkt aus Lichtstärke und Dauer der Beleuchtung nichts anderes ist als die **Lichtmenge**, die auf das Pflanzenorgan während der Reizung einstrahlt. Diese ist also vor allem das Kriterium dafür, ob bei gegebenen Umständen Heliotropismus induzierbar ist oder nicht. Wie sich die einzelnen Faktoren des Produktes auch verändern mögen, dies ist, solange sie die Grenzen des Produktes nicht überschreiten, für den Erfolg der Induktion irrelevant. Von der Menge der einstrahlenden Energie scheint der Induktionserfolg in einziger Hinsicht abzuhängen. Gleiche Lichtmengen rufen gleiche Wirkungen hervor, eine Beziehung, die man a priori mit großer Wahrscheinlichkeit als gültig hätte hinstellen können. Auch ist das Hyperbelgesetz nichts anderes als der Ausdruck des Gesetzes, das z. B. für den photochemischen Prozeß der Chlorsilberreduktion sichergestellt wurde. Auch dort ist der erzielte Effekt, die Schwärzung, direkt proportioniert dem Produkt aus Beleuchtungszeit und Beleuchtungsintensität.

Nicht unterlassen will ich den Hinweis darauf, daß ja auch das Talbot'sche Gesetz nichts anderes ist als der Ausdruck der nämlichen Beziehung. Das Talbot'sche Gesetz, dessen Gültigkeit für das Pflanzenreich erst jüngst durch die Untersuchungen von Nathanson und Pringsheim mit aller wünschenswerten Genauigkeit sichergestellt wurde, sagt bekanntlich: Ein intermittierend wirkender Reiz, dessen Intermittenz z. B. der Periode 1:1 folgt, ist — vorausgesetzt, daß die Intermittenz so rasch erfolgt, daß trotz derselben ein kontinuierlicher Lichteindruck erfolgt — intensitätsgleich mit einem konstant wirkenden Reiz von der halben absoluten Intensität.

Wieder das nämliche Gesetz! Das intermittierte Licht hat die Intensität J , wirkt aber nur während der Zeit $\frac{t}{2}$; das konstante Licht wirkt während der ganzen Zeit t , braucht aber, um die gleiche Wirkung zu erzielen, nur die Intensität $\frac{J}{2}$ zu besitzen. Wieder sind die Produkte aus Beleuchtungsintensität und Beleuchtungsdauer die gleichen $\left(J \cdot \frac{t}{2} = \frac{J}{2} \cdot t\right)$ und rufen den ganz gleichen Effekt hervor.

Diese Erwägungen machten mir die Annahme sehr wahrscheinlich, daß die Präsentationszeitenkurve zum mindesten sehr angenähert mit dem Verlauf einer gleichseitigen Hyperbel übereinstimmt. Aber es gab wohl keinen schärferen Prüfstein für die Wahrscheinlichkeit dieses Gesetzes, als in dem bereits bekannten Produkt (6·73) einen Faktor, z. B. die Intensität, beliebig zu wählen und daraus die Größe des anderen Faktors, d. i. die Präsentationszeit zu berechnen. Stimmt dann die a priori postulierte Präsentationszeit mit den experimentellen Ergebnissen überein, so ist diesen Experimenten erhöhte Beweiskraft beizumessen.

Ich habe nun auf diese Weise vier weitere Punkte der Kurve konstruiert, von denen drei ganz befriedigend dem oben ausgesprochenen Gesetz Genüge leisteten, während der vierte Punkt sich minder günstig in das Kurvenbild einfügte.

Entfernung vom Lichte	Intensität	Präsentationszeit (vor dem Experiment berechnet)
510 <i>cm</i>	0·206 N. K.	32·5 Minuten
31·9	52·972	7·6 Sekunden
15·9	211·891	1·9 »

Die Entfernungen verhalten sich hier wie $16:1:\frac{1}{2}$, die Intensitäten daher wie $\frac{1}{256}:1:4$.

Tabelle IV.

$$E = 510 \text{ cm}, J = 0.206 \text{ N. K.}$$

Induktionszeit	Ergebnis
22 ^m	Von 3 Keimlingen haben 0 reagiert (2 Flanke, 1 Rückseite).
25 ^m	Von 2 Keimlingen haben 0 reagiert. » 3 » { 2 (Flanke) ganz gerade. { 1 (Rücken) schwach gekrümmt.
28 ^m	Von 1 Keimling 1 deutlich gekrümmt. » 2 Keimlingen { 1 (Flanke) sehr zweifelhaft gekrümmt. { 1 (Vorderseite) nicht gekrümmt.
30 ^m	Von 4 Keimlingen 1 gekrümmt.
32 ^m	Von 3 Keimlingen { 2 (Flanke) deutlich gekrümmt. { 1 (Vorderseite) nicht gekrümmt.
35 ^m	Von 3 Keimlingen haben 2 deutlich reagiert. » 4 » » 4 sehr schön reagiert.

Die Präsentationszeit liegt also hier sicherlich nicht weit von der berechneten Zahl entfernt. Trotz der hier geringen Zahl der Versuche entsprechen die gefundenen Zahlen in Hinsicht darauf, daß sie mit den theoretischen Werten übereinstimmen, sicherlich den tatsächlichen Verhältnissen.

Tabelle V.

$$E = 31.9 \text{ cm}, J = 52.972 \text{ N. K.}$$

In- duktions- zeit	Ergebnis	Prozent der gekrümmten Keimlinge
8 ^s	Von 4 Keimlingen haben 0 reagiert. » 2 » hat 1 reagiert. » 1 Keimling hat 1 reagiert. » 2 Keimlingen haben 0 reagiert. » 4 » » 4 deutlich reagiert.	46 0/100

In- duktions- zeit	E r g e b n i s	Prozent der gekrümmten Keimlinge
10 ^s	Von 2 Keimlingen haben 2 reagiert. » 4 » » 2 spurenweise reagiert. » 3 » » 3 sehr deutlich reagiert. » 2 » » 2 deutlich reagiert. » 2 » » 2 schwach reagiert. » 3 » » 2 » » » 5 » » 5 deutlich reagiert.	86 ⁰ / ₀
15 ^s	Von 2 Keimlingen haben 2 deutlich reagiert. » 2 » » 2 » » » 3 » » 3 » » » 2 » » 2 reagiert.	90 ⁰ / ₀
30 ^s	Von 2 Keimlingen haben 2 reagiert. » 2 » » 2 » (1 Rücken, 1 Vorderseite). » 1 Keimling hat 1 sehr deutlich reagiert. » 1 » » 1 » » »	
45 ^s	Von 2 Keimlingen haben 2 reagiert. » 4 » » 2 schwach reagiert.	

Die Präsentationszeit liegt also hier zwischen 8 und 10 Sekunden und weicht von dem postulierten Resultat nicht erheblich ab.

Tabelle VI.

 $E = 15.9 \text{ cm}, J = 211.89 \text{ N. K.}$

In- duktions- zeit	E r g e b n i s	Prozent der gekrümmten Keimlinge
1 ^s	Von 2 Keimlingen sind 2 zweifelhaft gekrümmt. » 2 » » haben 0 reagiert. » 3 » » 3 zweifelhaft reagiert. » 2 » » hat 1 schwach reagiert. » 3 » » haben 0 reagiert.	0 bis 8 ⁰ / ₀ ¹

¹ Je nachdem die zweifelhaften Fälle als positives oder negatives Resultat gedeutet werden.

In- duktions- zeit	E r g e b n i s	Prozent der gekrümmten Keimlinge
2 ^s	<p>Von 3 Keimlingen haben 2 schwach reagiert.</p> <p>» 3 » » 3 schwach, doch deutlich reagiert.</p> <p>» 3 » » 3 ganz schwach reagiert.</p> <p>» 2 » » 2 stark reagiert.</p> <p>» 2 » » 2 schwach, doch deutlich reagiert.</p> <p>» 3 » » 2 schwach reagiert.</p> <p>» 2 » » 0 reagiert.</p> <p>» 1 Keimling hat 1 reagiert.</p> <p>» 3 Keimlingen haben 3 deutlich reagiert.</p> <p>» 1 Keimling hat 1 schön reagiert.</p> <p>» 1 » » 1 schwach reagiert.</p> <p>» 2 Keimlingen haben 2 schön reagiert.</p> <p>» 2 » » 2 deutlich reagiert.</p> <p>» 2 » » 2 » »</p> <p>» 3 » » 2 reagiert.</p> <p>» 1 Keimling hat 0 reagiert.</p> <p>» 2 Keimlingen haben 2 schwach oder zweifelhaft reagiert.</p>	78 ⁰ / ₀
3 ^s	<p>Von 2 Keimlingen hat 1 schwach reagiert.</p> <p>» 3 » » haben 3 deutlich reagiert.</p> <p>» 3 » » 2 ganz schwach reagiert.</p> <p>» 2 » » 1 reagiert.</p> <p>» 2 » » 2 deutlich reagiert.</p> <p>» 2 » » 2 » »</p> <p>» 2 » » 2 sehr deutlich reagiert.</p>	83 ⁰ / ₀
4 ^s	<p>Von 2 Keimlingen hat { 1 zweifelhaft } reagiert. { 1 schwach }</p> <p>» 5 » » haben 5 sehr deutlich reagiert.</p> <p>» 3 » » 2 ganz schwach reagiert.</p> <p>» 2 » » 2 sehr deutlich reagiert.</p> <p>» 3 » » 2 deutlich reagiert.</p> <p>» 2 » » 2 » »</p> <p>» 2 » » 2 sehr deutlich reagiert.</p>	

Auch hier stimmt also die faktisch ermittelte Präsentationszeit von 2 Sekunden mit dem berechneten Werte von 1·9 Sekunden befriedigend überein. Es ist übrigens sehr interessant, daß das Gesetz innerhalb von Grenzen seine Gültigkeit bewahrt, die so überraschend kleine Präsentationszeiten von 2 Sekunden noch einschließen. Und dies zirka 15 *cm* von einer Lichtquelle entfernt, deren Intensität zirka gleich kommt der Helligkeit einer stark leuchtenden Petroleumlampe. Es ist wohl kaum zu zweifeln, daß bei noch stärkeren Intensitäten, wie sie uns die Nernstlampe oder das direkte Sonnenlicht vorstellen, die Präsentationszeiten sich auf Bruchteile von Sekunden werden herabdrücken lassen.

Minder günstige Resultate erzielte ich bei dem vierten Punkte. Bei ihm war $E = 180\cdot4$ *cm*, $J = 1\cdot655$ N. K. Er sollte dementsprechend eine Präsentationszeit von 3·5 bis 4 Minuten aufweisen. Die allerdings nur wenigen Bestimmungen, die ich bei diesem Punkte machte, gaben zur Hälfte ein positives, zur Hälfte ein negatives Resultat; doch ist wohl nicht daran zu zweifeln, daß auch für diesen Punkt die gleiche Gesetzmäßigkeit wie für die anderen Punkte gilt, wenn nicht anders die sonst gesetzmäßige Kurve bei diesem Punkte eine plötzliche, völlig unverständliche Abweichung zeigen soll.

Trägt man sich nun alle sechs ermittelten Punkte in das Koordinatensystem ein, so erhält man die auf der beigegebenen Tafel dargestellte Kurve. (Die Ergebnisse der Tabelle VI konnten wegen Raummangel zur Konstruktion der Kurve nicht verwendet werden.)

Von besonderem Interesse wird es nun sein, diejenigen Punkte der Kurve zu ermitteln, bei denen das Gesetz seine Gültigkeit verliert. Die mathematische Hyperbel nähert sich den Koordinatenachsen asymptotisch, d. h. sie wird von ihnen erst im Unendlichen tangiert. Die Präsentationszeitenkurve aber wird früher oder später die beiden Achsen schneiden, da ja der heliotropischen Verwertung sehr großer wie auch sehr kleiner Lichtreize durch die doch jedenfalls begrenzte physiologische Kapazität des Organismus Grenzen gezogen sind. Der Punkt zunächst, in dem die Kurve die Ordinatenachse schneidet, repräsentiert im physiologischen Sinne nichts anderes als den

Schwellenwert. Die Intensität sinkt dort auf jenen minimalen Wert Δx herab, der überhaupt noch zu einer Reaktion Veranlassung geben kann. Die Präsentationszeit dürfte an diesem Punkte gleich der Reaktionszeit sein, indem der Induktionsschluß mit dem Reaktionsbeginn zeitlich koinzidiert. Darauf wird noch bei anderer Gelegenheit zurückzukommen sein.

Der zweite Punkt, den die Kurve mit dem Ordinatensystem gemein haben wird, liegt auf der Abszissenachse. Hier kann die Intensität beliebig groß sein, die Zeit Δy aber, während der sie wirkt, darf eine gewisse Grenze nicht unterschreiten. Dieser Schwellenwert, man könnte ihn den Zeitschwellenwert nennen, ist wohl zu unterscheiden von dem früher genannten, dem eigentlichen Schwellenwert oder Intensitätsschwellenwert. Im letzteren Falle darf die Intensität, im ersteren Falle die Zeit nicht unter ein gewisses Niveau sinken. Intensitätsschwellenwerte wurden für die verschiedensten Pflanzen wiederholt, zuerst von Wiesner und Figdor, bestimmt. Zeitschwellenwerte sind meines Wissens noch nie ermittelt worden.

Auf Grund der vorgebrachten experimentellen Fakten und theoretischen Erörterungen scheint mir die Richtigkeit des Hyperbelgesetzes innerhalb der Grenzen, die durch die Schwellenwertpunkte markiert sind, sicherzustehen. Nichtsdestoweniger spreche ich dieses Gesetz hier immerhin mit jener Reserve aus, die mir in Hinsicht auf die relativ geringe Anzahl der ermittelten Kurvenpunkte sowie auf die in mancher Beziehung zu rohe Methode geboten erscheint.

Aber selbst wenn diese ganze Gesetzmäßigkeit nur angenähert stimmen würde, müßte sie uns veranlassen, einen neuen Begriff, fundiert auf zahlenmäßigen Angaben, in die Reizphysiologie einzuführen, und zwar den mathematisch definierten Begriff der Empfindlichkeit. Da nur die einstrahlende Energiemenge Kriterium für den Induktionserfolg ist, da für jede Pflanze das bekannte Produkt aus Reizintensität und Reizdauer der Ausdruck für jene kleinste Lichtmenge ist, die eben noch merklichen Heliotropismus für diese Pflanze zu induzieren vermag, so ist dieses Produkt zweifellos ad speciem veränderlich und für jede Spezies charakteristisch. Je kleiner die Lichtmenge ist, die eben noch Heliotropismus zu induzieren

vermag, um so empfindlicher werden wir die Pflanze nennen. Darnach ist es jedenfalls berechtigt, die Empfindlichkeit eines Pflanzenorgans auszudrücken durch den reziproken Wert jener Lichtmenge, die in diesem Organ noch eben merklichen Heliotropismus zu induzieren imstande ist. Die Empfindlichkeit 1 würden wir dann jenem Pflanzenorgan zuschreiben müssen, in dem die Intensität einer Normalkerze in einer Minute noch eben Heliotropismus induziert. Braucht die Intensität 1 zur Hervorbringung der noch eben merklichen Reaktion 8 Minuten, so besäße die betreffende Pflanze die Empfindlichkeit $\frac{1}{8}$. Dieser, wie mich dünkt, theoretisch berechtigte Begriff wird sich praktisch zweifellos bewähren. Durch systematische Einführung desselben wären wir in der Lage, die einzelnen Pflanzen auf ihre heliotropische Empfindlichkeit zu vergleichen. Ganz auf gleiche Weise kann der Begriff der geotropischen Empfindlichkeit eingeführt werden. Die Vergleichung der geotropischen und heliotropischen Empfindlichkeit der verschiedensten Pflanzen wird zweifellos zu den in biologischer Hinsicht interessantesten Resultaten führen. Auch die geotropische und heliotropische Empfindlichkeit der gleichen Pflanzen in Bezug zu setzen, ist eine interessante noch zu lösende Aufgabe, deren Erledigung uns in der Frage vom Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus einen Schritt weiter bringen würde. Es braucht wohl nicht noch besonders hervorgehoben zu werden, daß sämtliche »Empfindlichkeitsexponenten« auf gleiche äußere Umstände bezogen verstanden sein wollen.

Noch eine weitere interessante Konsequenz läßt sich aus dem Hyperbelgesetz ziehen. Für den Heliotropismus ist dieses Gesetz deshalb so einleuchtend, weil eben das Produkt aus Reizintensität und Reizdauer stets ein und dieselbe Lichtmenge vorstellt. Was ist aber das wirkende Agens bei dem analogen geotropischen Vorgange? Man müßte sagen: die Schwermenge. Allein »Schwermenge« ist ein Wort, wir machen uns gemeinhin keine physikalische Vorstellung von dem Produkt: Zentrifugalkraft mal Zeit; deshalb nicht, weil wir uns doch von der Schwerkraft nicht etwa die Vorstellung einer strahlenden Energie machen. Aber könnte die Tatsache, daß dieses Produkt

aus Zentrifugalkraft mal Wirkungsdauer einen physiologischen Effekt hervorzurufen imstande ist, nicht vielleicht einen Fingerzeig geben bei den Spekulationen über das Wesen der Schwerkraft, das uns heute noch so dunkel ist?

Doch kehren wir nun zum Ausgangspunkt unserer Untersuchung zurück. Wir haben gesehen, daß gleiche Lichtmengen, die in ein Pflanzenorgan einstrahlen, gleiche Erregungen hervorrufen; Erregungen, deren Größe in unserem Falle gemessen erschienen durch die Arbeit, die nötig ist, um alle in der Struktur des ungekrümmten Keimlings gelegenen Hindernisse um ein wenig, d. i. die noch eben merkbare Reaktion — zu überwinden. Die Hoffnung freilich, zu einer allgemeinen Beziehung über Reizintensität und Erregungshöhe zu gelangen, ist durch diese Feststellung nur zum geringsten Teile erfüllt. Denn der Schluß, daß die doppelte Lichtmenge die doppelte auf die Erzielung der tropistischen Krümmung hinarbeitende Erregung hervorrufe, wäre gewagt. Die Erscheinungen der Ermüdung sowie die Einleitung der Gegenreaktion — lauter übrigens noch völlig dunkle Gebiete — warnen vor dieser Schlußfolgerung. Nichtsdestoweniger könnte aber vielleicht die Erregungshöhe innerhalb jedenfalls enger Grenzen der einstrahlenden Lichtmenge proportional steigen. Einer experimentellen Behandlung entzieht sich diese Schlußfolgerung zur Zeit noch völlig.

Die Gültigkeit des Hyperbelgesetzes bei verschiedensten Pflanzen und mit den genauesten Methoden zu erproben, desgleichen viele dringende Fragen, die hier bloß angedeutet wurden, einer experimentellen Erledigung zuzuführen, wird meine künftige Aufgabe sein. Auf die Beziehungen dieser Arbeit zur reizphysiologischen Literatur soll dann auch ausführlich Rücksicht genommen werden. Die Zusammenfassung der hier mitgeteilten Resultate ergibt:

1. Die Präsentationszeit fällt mit steigender Intensität ziemlich angenähert nach einer gleichseitigen Hyperbel ab, die die Ordinatenachsen zu Asymptoten hat. Mit anderen Worten: Um bei verschiedenen Intensitäten noch eben merkliche Reaktionen zu erzielen, muß analog dem Bunsen-Roscoe'schen

Gesetz $Jt = J't'$, das Produkt aus Lichtintensität und Reizdauer stets den gleichen Wert haben.

2. Während die kürzeste Präsentationszeit, welche bisher ermittelt wurde, 7 Minuten beträgt (nach Czapek [1898] für *Avena* und *Phycomyces*), gelang es, für *Lepidium* die Zeit auf 2 Sekunden herabzudrücken. Auch für diese Präsentationszeit wurde die Gültigkeit des Hyperbelgesetzes noch erprobt.

Noch sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Julius Wiesner, für das warme Interesse, das er dieser Arbeit gegenüber bekundete, meinen verehrungsvollen Dank auszusprechen. Ich danke ferner herzlichst Herrn Privatdozenten Dr. Karl Linsbauer für die vielfachen praktischen Winke, die er mir unzählige Male zu erteilen so liebenswürdig war.

L i t e r a t u r.

- Bach H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen äußeren Faktoren. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., 1907.
- Figdor W., Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Diese Sitzungsber., Bd. CII, Abt. I, Februar 1893.
- Fitting H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., 1905.
- Linsbauer L., Über photochemische Induktion bei der Anthokyanbildung. Wiesner-Festschrift, 1908.
- Nathanson und Pringsheim, Über Summation intermittierender Lichtreize. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., 1907.
- Wiesner J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, I. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. XXXIX, 1878.